DOI:10.11931/guihaia.gxzw201901032

低温胁迫对红果风铃木幼苗生理特性的影响

丁释丰[1,2]，袁森[1]，黄稚清[1]，秦新生[1]，冯志坚[1*]

（1. 华南农业大学 林学与风景园林学院，广州 510642；2. 广东省岭南综合勘察设计院，广州 510642）

摘要：为探究红果风铃木（*Handroanthus chrysotrichus*）对低温的耐受能力，以1 a生红果风铃木幼苗为材料，人工模拟不同低温环境观察幼苗在低温下的受害情况，并测定SOD、MDA等生理指标和叶绿素荧光参数。结果表明，红果风铃木幼苗在遭受6 ℃及以上低温胁迫时，能够通过提高SOD活性、增加SS、Pro以及叶绿素含量增强植株抗寒力，进而缓解胁迫给植株带来的伤害；红果风铃木幼苗还能够提高*NPQ*耗散过剩的光能避免光合机构受低温破坏，但随着温度下降至2 ℃，PSⅡ反应中心的伤害愈发严重，光合作用能力受到显著影响。结合各项指标变化特征，推测红果风铃木幼苗能够有效通过自身调节缓解胁迫带来伤害的最低温度范围为2～5 ℃，具体临界点还需进一步验证。研究还发现，在遭受6 ℃及以上低温胁迫时，红果风铃木幼苗主要通过提高SOD活性和积累SS缓解低温给植株带来的损伤；随着温度下降至2 ℃及以下低温时，主要通过提高SOD活性和积累Pro缓解低温给植株带来的损伤。综合分析，红果风铃木幼苗无法抵抗0 ℃及以下低温产生的冻害，但对0 ℃以上低温有一定的耐受力，研究结果有利于红果风铃木的抗性品种选育和推广种植，对探索植物抗寒生理机制也具有一定意义。

关键词：红果风铃木，低温胁迫，生理指标，叶绿素荧光参数

中图分类号：Q945　　　　**文献标识码：**A

Effects of low temperature stress on physiological characteristics of *Handroanthus chrysotrichus* seedlings

DING Shifeng[1,2], YUAN Sen[1], HUANG Zhiqing[1], QIN Xinsheng[1], FENG Zhijian[1]*

(1.*College of Forestry and Landscape Architecture of South China Agricultural University* Guangzhou 510642, China; 2.*Guangdong Lingnan Comprehensive Surevy and Design Institute*, Guangzhou 510642, China)

Abstrac: In order to explore the tolerance and reaction mechanism of *Handroanthus chrysotrichus* towards coldness, 1 a seedlings of *H. chrysotrichus* were put under artificially controlling low temperature treatments. Physiological indexes and chlorophyll fluorescence parameters were measured. The result shows that under low temperature stress of 6 ℃ or above, seeldings can improve their cold tolerance and protect themselves by enhancing SOD activity, SS contents and Pro contents. In addition, seedlings can also prevent their photosynthetic system from cold damaging through improving *NPQ*. When the temperature reaches to 2 ℃, both PSⅡreaction center and photosynthetic system will be badly damaged. From these changes, we deduce that seedlings of *H. chrysotrichus* can resist to low temperature ranging 2-5 ℃ and prevent the

---

基金项目： 国家自然科学基金（31870699）；广东省科技项目（2015-DB-16） [Supported by the National Natural Science Foundation of China(31870699); Project of Guangdong Science and Technology(2015-DB-16)]。

作者简介：丁释丰（1994 -），男，广东汕头人，硕士，主要从事植物资源开发利用研究，（E-mail）1059617310@qq.com。

***通信作者：** 冯志坚，博士，副教授，研究方向为植物资源开发利用研究，（E-mail）fengzj@scau.edu.cn。

meselves from coldness through self-adjustment. However, the critical point still needs to be determined. Our paper also finds out that when facing low temperature 6 ℃ or above, SS contents rapidly rise up. When the temperature reaches to 2 ℃ or below, Pro contents remarkably rise up. Perhaps seedlings of *H. chrysotrichus* can protect themselves from low temperature 6 ℃ or above by enhancing SOD activities and SS contents. Seedlings of *H. chrysotrichus* will mitigate damages of low temperature 2 ℃ or below by enhancing SOD activities and Pro contents. It is concluded that the seedlings of *H. chrysotrichus* could not resist the freezing damage caused by low temperature below 0 ℃, but have certain tolerance to low temperature above 0 ℃. The results are beneficial to both selecting resistent varieties and promoting cultivation. It is also good for exploring cold tolerant ability of plants.

Key words： *H. chrysotrichus*, low temperature stress, physiological indices, chlorophyll fluorescence parameters

红果风铃木（*Handroanthus chrysotrichus*）属紫葳科（Bignoniaceae）风铃木属（*Handroanthus*），具有良好的观赏价值，春季黄花满树，夏秋枝叶繁茂，冬季枝干优美，在华南地区道路绿化、园林造景中应用广泛。近年来，对红果风铃木的研究多集中于栽培技术（Sampaio et al., 2013；Dos et al., 2017；Bittencourt & Giorgi, 2010）、观赏价值（Garofalo et al., 2006；Rebelatto et al., 2013）。在生理研究方面，Brun et al.（2017）对城市中红果风铃木体内的微量营养元素水平进行了分析，Moura et al.（2016）研究了气候对红果风铃木体内蛋白质和碳水化合物含量的影响，但其对于逆境的耐受能力与响应机制的研究还处于一片空白。因此，对红果风铃木的耐寒能力及响应机制进行研究，不仅弥补了红果风铃木抗逆性研究的空白，还有利于其耐寒品种的选育，促进红果风铃木生产和推广。

当环境温度低于临界温度时，植物会受到伤害，温度越低植物受害越重。目前，国内外关于低温胁迫的研究越发详细，而我国植物生理特性受低温胁迫影响的研究也从最初主要集中于生理生化方面，逐步转向分子水平研究层面（杨阳等，2018）。应对低温胁迫植物的生理机制及其抗性表现在平衡渗透压、清除活性氧、光合效率以及叶片超微结构变化等多个方面（李文明等，2017）。但植物生理生化受低温胁迫的影响，因种类、地理、温度、时长以及温度降幅等不同而不同，且温度的变化还能引起其他环境因子的变化，针对植物在应对多复合环境因子胁迫的响应还有待一步深入研究。中国华南地区分布的植物多为热带或亚热带植物，在冬季植株常遇寒潮而受冷害或冻害，严重时会导致植株死亡造成直接经济损失。在这一前提下，对华南地区主要经济树种的抗寒性进行研究，不仅有利于抗性品种选育和种质改良创新，还可为植物抗性生理机制研究提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 实验设计

材料为长势一致的 1 a 生红果风铃木容器苗（广东国森林业有限公司提供），实验共设置 10 ℃（D1 组）、6 ℃（D2 组）、2 ℃（D3 组）、0 ℃（D4 组）、-2 ℃（D5 组）5 个实验组（D 组），每组 3 个重复、每个重复 3 盆幼苗，对照组（CK 组）在自然条件下培育。

用 FYS-10 智能人工气候室模拟低温环境，在 48 h 内从 30 ℃缓冲到 10 ℃（每 6 h 降低 2.5 ℃）。10 ℃处理 48 h 后，取出 D1 组于常温下培育 24 h 后测定相关指标，并记录幼苗受害表现。其余 4 组继续在气候室中 6 ℃处理 48 h 后，取出 D2 组测定其指标并记录幼苗受害表现，依次类推。样株采样结束后，在自然条件恢复培养 30 d，观察植株脱离胁迫环境后的恢复情况。

1.2 指标测定和方法

超氧化物歧化酶（SOD）活性测定采用氮蓝四唑（NBT）光还原法；可溶性糖（SS）含量测定采用蒽酮法；游离脯氨酸（Pro）含量测定采用酸性茚三酮显色法；丙二醛（MDA）含量测定采用硫代巴比妥酸（TBA）法（史树德等，2011）。

叶绿素荧光参数的测定用 PAM-2500 便携式调制叶绿素荧光仪，使用 90 °角光纤适配器暗反应 30 min 后，采用饱和脉冲模式，测量其慢速动力学曲线，测量时间为 300 s。测定的指标包括最小荧光产量（*F0*）、最大荧光产量（*Fm*）、PS II 的最大光合量子产量（*Fv/Fm*）、PS II 的实际光合量子产量（*Y*(II)）、光化学淬灭系数（*qP*）和非光化学淬灭系数（*NPQ*）。

2 结果与分析

2.1 低温胁迫对红果风铃木幼苗形态的影响

对不同低温处理下的红果风铃木幼株形态变化进行观察记录（表 1），低温胁迫下红果风铃木幼苗生长受到显著影响，其中，10 ℃低温胁迫下，红果风铃木幼苗便已受到明显伤

害，主要表现为组织柔软，部分叶片萎蔫，并伴随脱水症状；随着胁迫程度加深，2 ℃低温胁迫下植株受到的伤害显著加深超 1/2 的叶片萎蔫，部分叶片脱水严重；而-2 ℃低温胁迫下，植株全部叶片萎蔫，植株脱水严重，甚至干枯濒死。10 ℃是华南冬季寒潮常见低温，红果风铃木幼苗在这一阶段就已受到明显伤害，初步判断其对低温的耐受能力较差。

表 1 不同低温处理对红果风铃木幼苗形态和复培情况的影响

Table 1 Effects of different low temperature treatments on morphology and reculture of *Handroanthus chrysotrichus* seedlings

低温处理 Low temperature treatment (℃)	植株表现 Plant expression	复培情况 Reculture condition
10	幼苗顶端心叶及 1/3～2/5 叶片萎蔫凋落 Apical heart leaves and 1/3- 2/5 leaves of seedlings were wilting and withering	长势良好 Good growth
6	幼苗顶端心叶及 1/2 叶片萎蔫凋落 Apical heart leaves and 1/2 leaves of seedlings were wilting and withering	长势良好 Good growth
2	幼苗顶端心叶及 1/2～3/5 叶片萎蔫凋落 Apical heart leaves and 1/2-3/5 leaves of seedlings were wilting and withering	长势较差 Poor growth
0	幼苗顶端心叶及 3/5 以上叶片萎蔫凋落 Apical heart leaves and 3/5 above leaves of seedlings were wilting and withering	死亡 Death
-2	全部叶片萎蔫凋落，幼苗濒临死亡 Apical heart leaves and 1/2 leaves of seedlings were wilting and withering	死亡 Death

经 30 d 的复培，6 ℃及以上低温处理的组别可较快恢复正常生长；2 ℃组的植株虽然存活，但长势较差，说明 2 ℃低温给植株带来了较重伤害，需较长时间才能够恢复；0 ℃组与-2 ℃组的植株在复培中无法恢复，植株死亡（图版 I）。推测红果风铃木原产于热带地区，生长环境温度多在 0 ℃以上，导致其对冻害的耐受能力差。



注：从左至右，依次为 10、6、2、0、-2 ℃恢复处理一个月后的结果。

Note: From left to right, it is 10, 6, 2, 0 and -2 ℃ respectively.

图版 I　不同低温处理后复培 30 d 植株恢复情况

Plate I　Plant restoration after 30 days of reculture after different low temperature treatments

2.2 低温胁迫对红果风铃木幼苗生理指标的影响

低温条件会影响植物的膜脂过氧化作用，使叶片中 MDA 含量增加，进而改变叶片内组织的生理结构，使其失去原有生理活性和功能，最终导致植物受到损害（李倩等，2016）。SOD 是植物体内重要的保护酶，低温环境下能够避免超氧自由基对膜的伤害（Kanazawa et al., 2010）。随着低温胁迫程度的加深，红果风铃木幼苗叶片内 MDA 的含量呈不断增加的趋势，

在 10 ℃、6 ℃低温处理下平缓上升（*P*>0.05），在 2、0 和-2 ℃低温处理下迅速上升，且与 CK 组差异显著（*P*<0.05）。而红果风铃木幼苗叶片 SOD 活性呈现明显的波动（表 2），从 10 ℃开始逐渐增强，但在 2 ℃骤然下降至未低温处理前水平，又在-2 ℃时达到最大值（*P*<0.05）。综合分析 MDA 含量与 SOD 活性的变化，可以发现在 6 ℃及以上低温胁迫下，红果风铃木幼苗能够有效通过体内的保护酶清除活性氧，但在 2 ℃及以下低温胁迫下植株受害程度显著加深，推断红果风铃木幼苗能够有效通过自身调节缓解低温胁迫带来伤害的临界范围在 2～5 ℃之间。

表 2 低温胁迫对红果风铃木幼苗生理指标的影响

Table 2 Effects of low temperature stress on physiology and biochemistry of the seedlings of *Handroanthus chrysotrichus*

指标 Indexes	不同温度处理 Different temperature treatment CK	10 ℃（D1）	6 ℃（D2）	2 ℃（D3）	0 ℃（D4）	-2 ℃（D5）
MDA 含量（μmol•g^{-1}）	0.03792±0.0007a	0.0428±0.0009b	0.0435±0.0009b	0.0442±0.0011b	0.0506±0.0017b	0.0787±0.019c
SOD 活性（U•g^{-1}）	204.892±10.998a	212.78±11.67ab	247.28±13.14c	202.55±10.71ab	244.41±13.15c	251.37±13.66c
Pro 含量（μg•g^{-1}）	41.11±2.37a	72.84±3.77b	80.67±4.21b	175.26±11.15c	164.54±12.25c	152.48±12.37c
SS 含量（mg•g^{-1}）	16.95±1.85a	37.82±2.89def	39.73±2.94ef	23.22±1.84b	42.48±3.14f	29.85±1.88bcd

注：各个指标内同行不同小写字母分别表示样品间差异显著（*P*<0.05）。下同。

Note：The small letter in the same rank within each index means significant difference at 0.05 level between varieties, respectively. The same below.

为了各项生理过程在解除低温胁迫后能够正常进行，植物会在体内产生脯氨酸、可溶性糖等大量低分子化合物（郝建军等，2007）。可溶性糖是植物体内重要的渗透调节物质之一，植物体内的淀粉在遭受低温胁迫时会转化成可溶性糖以降低冰点缓解低温对膜系统的伤害，从而提高抗寒性（董万鹏等，2015；赵慧等，2017）。红果风铃木幼苗叶片中的 SS 含量在低温胁迫前期迅速上升，在 10 ℃、6 ℃低温处理下迅速上升（*P*<0.05），随后出现波动，各实验组 SS 含量均显著高于 CK 组。Pro 的积累有利于提高植物的抗寒能力（Rajendrakumar et al., 1994），低温处理下，红果风铃木幼苗叶片中的 Pro 含量和 SS 含量的变化相似，呈现先上升后些微下降的趋势（表 5）。低温处理开始后，Pro 含量迅速上升，并在 2 ℃时迅速达到了最大值（较 6 ℃组上升了 119.61 %），随后又缓慢下降，各实验组的 Pro 含量均显著高于对照组（*P*<0.05）。

2.3 低温胁迫对红果风铃木叶片叶绿素含量的影响

低温胁迫能加剧叶绿体的降解，并抑制其合成，因此叶绿素含量的稳定性有利于光合作用的进行，从而增强对低温胁迫的忍耐力（王国莉和郭振飞，2005；何跃君等，2008）。随着温度的下降，红果风铃木幼苗叶片内的叶绿素含量呈现出一定的波动（表 3）。10 ℃组植株叶片中的叶绿素含量较 CK 组有显著下降（*P*<0.05），但 6 ℃组较 10 ℃组显著上升了 58.03 %(P<0.05)，与 CK 组含量接近。此后，在 2 ℃之后叶绿素含量虽略高于 CK 组(P>0.05)，但低温抑制了叶绿素色素合成酶的活性（苗微等，2011），叶绿素的合成速度小于被降解速度，-2 ℃组其叶绿素含量已经明显低于 CK 组，植株全部叶片萎蔫失绿，濒临死亡。

表 3 低温胁迫对红果风铃木幼苗叶片内叶绿素含量（mg•g^{-1}）的影响

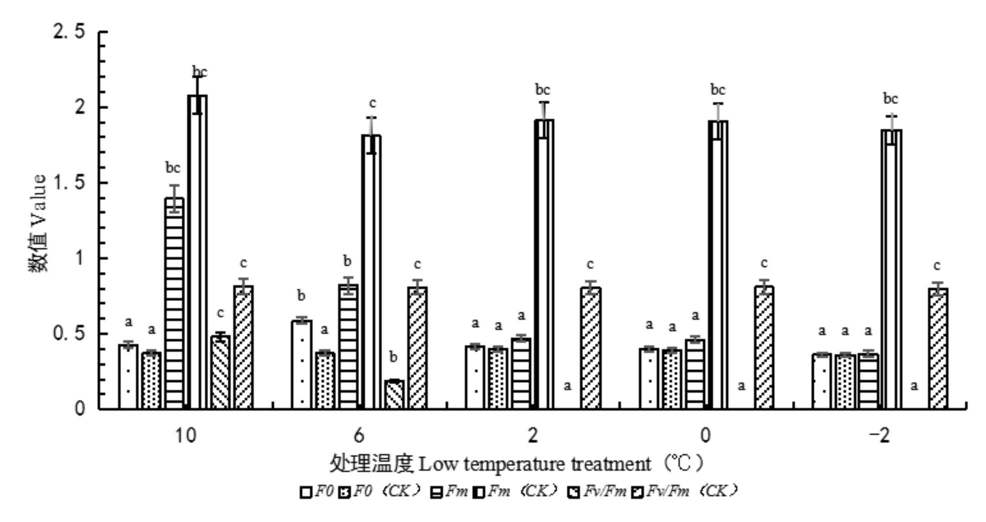
Table 3 Effects of low temperature stress on chlorophyll content（mg•g^{-1}）in leaves of *Handroanthus chrysotrichus* seedling

叶绿素含量 Chlorophyll content	不同温度处理 Different temperature treatment				
	D1（10 ℃）	D2（6 ℃）	D3（2 ℃）	D4（0 ℃）	D5（-2 ℃）
实验组（D）	1.750±0.077a	2.913±0.112c	2.531±0.105bc	2.214±0.109bc	2.172±0.0715b
对照组（CK）	2.321±0.021bc	2.900±0.112c	1.868±0.079ab	2.257±0.072bc	2.543±0.114bc

2.4 低温胁迫对红果风铃木幼苗叶片叶绿素荧光参数的影响

2.4.1 低温胁迫对红果风铃木幼苗叶片最大光化学效率的影响

光合作用是植物生长发育的基础，低温环境会导致低温光抑制（何洁等，1986；Hodgson et al., 1987），叶绿素荧光信号具有丰富的光合作用信息，利用叶绿素荧光参数研究植物在胁迫条件下的光合作用可以推测出环境胁迫对植物的影响程度（Schubert et al., 2006），反映植株生长势和抗性强弱（Sharp, 2004；杨猛等，2012）。随着处理温度的不断降低，红果风铃木幼苗 *F0* 不断上升，在 6 ℃时达到最大值（*P*<0.05）随后下降，并在-2 ℃时降到最小值。*F0* 的上升表明低温胁迫影响叶片光能的吸收，降低了原初光能转化效率，引起了光抑制；*Fm* 呈不断下降的趋势，与 CK 组差异显著，2 ℃时降幅最大，表明在 2 ℃及以下低温，PSⅡ反应中心受到了严重的损坏。*Fv/Fm* 常用于度量植物叶片 PSⅡ原初光能转换效率，随着处理温度的不断降低，红果风铃木幼苗的 *Fv/Fm* 不断地降低，并在 2 ℃时下降到零点，随后一直为零。比较各处理温度下的数值，发现 10 ℃实验组较 CK 组显著下降了 39.23 %（*P*<0.05），6 ℃实验组比 10 ℃实验组显著下降了 64.50 %（*P*<0.05）。此外，*Fv/Fm* 为零表明植株的光合电子传递效率为零，致使 PSⅡ反应中心激发能积累过剩，进而损伤 PSⅡ反应中心，导致叶片光合作用能力下降（图 1）。



注：各个指标不同小写字母表示不同处理间差异显著（*P*<0.05）。下同。

Note：The different small letter within each index means significant difference between treatments (*P*<0.05). The same below.

图 1 低温胁迫对红果风铃木幼苗叶片最大光化学效率的影响

Fig. 1 Effects of low temperature stress on maximum photochemical efficiency of leaves of *Handroanthus chrysotrichus* seedlings

2.4.2 低温胁迫对红果风铃木叶片 PSⅡ激发能分配的影响

qP 在一定的程度上反映植物对光能的利用程度（Genty et al., 1989），随着处理温度的不断降低，红果风铃木幼苗叶片的 *qP* 也不断地下降，各实验组的结果均显著低于同期 CK 组（*P*<0.05），并在 2 ℃时降到零点。*NPQ* 反映的是 PSⅡ反应中心吸收的光能无法用于电子传递而通过热能散失掉的份额，将过剩光能耗散出来，可以避免对光合机构的损伤（张雷明等，2003；陈世茹等，2011）。随着处理温度的降低，红果风铃木幼苗叶片的 *NPQ* 也不

断地下降，10 ℃组比 CK 组显著下降了 87.70 %（P<0.05），随后持续缓慢下降（P>0.05），表明非辐射耗散不断减少。Y(Ⅱ)反映植物光合电子传递速率的快慢（And & Weis, 2003），Y(Ⅱ)和 Fv/Fm 的变化呈高度一致，两者都在 10 ℃和 6 ℃时显著降低，在 2 ℃时降至零点，说明 PSⅡ反应中心的实际光能转换效率在低温下受到了抑制，红果风铃木的光合机构受到破坏（图 2）。

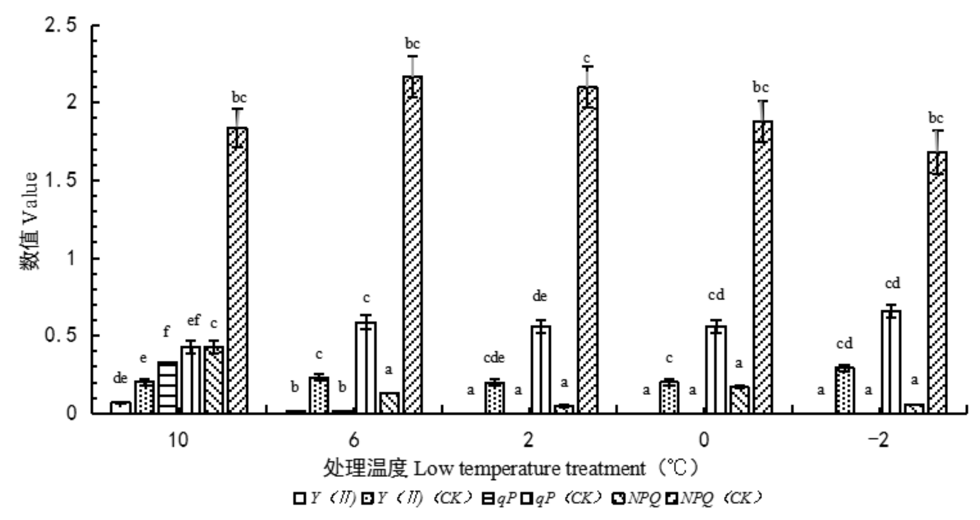


图 2 低温胁迫对红果风铃木幼苗叶片 PSⅡ激发能分配的影响

Fig. 2 Effect of low temperature stress on PSⅡ excitation energy distribution in leaves of *Handroanthus chrysotrichus* seedlings

3 讨论和结论

低温条件下，植物体内的生理生化反应会出现异常,主要表现在植物的渗透压调节机制、保护酶体系、活性氧平衡等方面（李猛等，2018；Ruelland et al., 2009）。活性氧和自由基造成植物体内的活性氧平衡被破坏，膜脂过氧化反应加剧导致植物体内 MDA 大量积累，膜功能受阻或丧失，造成代谢紊乱，从而对细胞产生伤害。有研究表明，乔木在低温胁迫条件下体内 MDA 的含量会显著增加（陈凯等，2019；王纬航，2017）。在低温胁迫下，红果风铃木幼苗体内 MDA 大量积累，因此造成了植株的伤害，这与前人的研究结果一致。另一方面，低温胁迫下为了维持植物体内活性氧和自由基的动态平衡，减轻自身所受伤害，植物体内的保护酶体系会发挥作用清除这些有害物质，使 SOD 等保护酶活性增强大，但超过保护酶的作用范围时其酶活性会下降（赵慧等，2017）。张文娇等（2011）研究发现梅花在其低温耐受范围内，SOD 的酶活性持续上升；章锦涛（2017）在研究山茶的抗寒能力也发现随着胁迫温度的降低，植株体内 SOD 活性先升高后降低。红果风铃木体内的 SOD 等保护酶活性显著上升，仅在 2 ℃时活性较低，随后酶活性又继续上升，说明体内的 SOD 能较好应对 -2～10 ℃的低温胁迫。在低温胁迫条件下，通过渗透压调节物质来调节植物体内细胞液浓度可帮助植物更好应对低温胁迫。雷雪峰等（2019）研究禾本科牧草中，发现植株体内 Pro 含量随着温度的降低而显著增强。SS、Pro 等渗透压保护物质含量迅速增加以提高细胞液的浓度，从而降低细胞质的冰点，保护细胞质胶体不致遇冷凝固。植物到达抗寒性临界点后，SOD 等酶活性会降低（庄倩倩等，2018），本实验中红果风铃木幼苗 SOD 活性在 2 ℃骤然下降，结合其余指标的变化特征，推测红果风铃木幼苗能够有效通过自身调节缓解胁迫带来伤害的最低温度范围为 2～5 ℃，具体临界点还需进一步实验验证。研究还发现，在遭受 6 ℃及以上低温胁迫时，红果风铃木体内 SS 含量快速上升，当温度下降至 2 ℃及以下低温胁迫时，随着不同的 Pro 合成途径开放，Pro 含量显著增加。据此推测，红果风铃木幼苗在遭受

6 ℃及以上低温胁迫时主要通过增强 SOD 活性和积累 SS 缓解低温给植株带来的损伤；随着温度下降至 2 ℃及以下低温，主要通过增强 SOD 活性和积累 Pro 缓解低温给植株带来的损伤。

此外，红果风铃木幼苗在 6～10 ℃低温条件下可以通过提高叶绿素的含量提高植物代谢能力来补偿逆境受到的伤害，进而提高耐受低温的能力，但随着胁迫温度的降低和时间的延长，高强度的低温胁迫会损伤光合色素，导致叶绿体结构分解、淀粉粒消失、质壁分离、细胞器崩溃降解等现象，进而对植物体造成损害（李晓靖和崔海军，2018）。由于叶绿素的分解，进而影响了叶绿素荧光参数。前人研究也有发现，低温胁迫使当归和白及叶片叶绿素含量以及 *Y*(Ⅱ)、PSⅡ、光化 *qP* 等叶绿素荧光参数显著降低（崔波等，2019；张牡丹等，2019），损害 PS 反应。本研究中，在低温胁迫下，红果风铃木幼苗叶片的光合作用能力也受到了显著影响。在轻度低温胁迫时红果风铃木幼苗能够提高 NPQ 耗散过剩的光能保护光合机构，但在 6 ℃时 F_v/F_m、*Y*(Ⅱ)、*NPQ* 和 *qP* 开始急剧下降，F_v/F_m、*Y*(Ⅱ)和 *qP* 更是在 2 ℃降至零点，说明 PSⅡ反应中心的原初光能转换效率和实际光能转换效率在低温下都受到了极大的抑制，且在 2 ℃以下对 PSⅡ反应中心的伤害愈发严重。

综合低温胁迫对红果风铃木幼苗生理特征的影响，并结合其脱离胁迫后的复培情况，表明红果风铃木幼苗在遭受低温胁迫后具有一定的自我修复机制，对 2 ℃及以上低温具有较强的耐受性，即具有一定抗冷性；对 0 ℃及以下的低温所引起的冻害没有忍耐力。红果风铃木在华南地区进行种植推广时，冬季应做好必要的防护措施，避免低于 2 ℃及以下低温带来经济价值和观赏价值的损失。

参考文献:

AND GHK, WEIS E, 2003. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics[J]. Ann Rev Plant Physiol, 42(42)：313-349.

BITTENCOURT NS, GIORGI MCI, 2010. Self-fertility and polyembryony in South American yellow trumpet trees (*Handroanthus chrysotrichus* and *H. ochraceus, Bignoniaceae*): A histological study of postpollination events[J]. Plant Syst Evol, 288(1-2)：59-76.

BRUN FGK, BRUN EJ, DIONATAN G, et al., 2017. Nutrition facts and limits for micronutrients in tree species used in urban forestry[J]. An Acad Brsil Cienc, 89(3)：1881-1893.

CHEN K, JIANG XJ, MA YS, et al., 2019. Physiological response of leaves to low temperature stress and Evaluation of Cold Resistance in Seedling stage of *Parashorea chinensis* Wang Hsie.[J]. J Univ NW For, 34(3)：67-73. [陈凯，江秀章，马松亚，等，2019. 望天树苗期叶片对低温胁迫的生理响应及抗寒性评价[J]. 西北林学院学报，34(3)：67-73.]

CHEN SR, YU LQ, YI J, et al., 2011. Influence of chlorophyll fluorescence characteristics on Alfalfa seedlings under cryogenic stress[J]. Acta Prat Sin, (04)：596-600. [陈世茹，于林清，易津，等，2011. 低温胁迫对紫花苜蓿叶片叶绿素荧光特性的影响[J]. 草地学报，(04)：596-600.

CUI B, CHENG SL, YUAN XY, et al., 2019. Effects of low temperature stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of *Bletilla striata* (Thunb.) Reichb.f. [J]. J Trop Crop, 40(5)：891-897. [崔波，程邵丽，袁秀云，等，2019. 低温胁迫对白及光合作用及叶绿素荧光参数的影响[J]. 热带作物学报，40(5)：891-897.]

DONG WP, LUO C, LONG XQ, et al., 2015. Effects of low temperature stress on physiological indexes of cold resistance of *Passiflora edulis*[J]. J Plant Physiol, (5)：771-777. [董万鹏，罗充，龙秀琴，等，2015. 低温胁迫对西番莲抗寒生理指标的影响[J]. 植物生理学报，(5)：771-777.]

DOS SRSM, SILVERIRA RLR, STEFANEL CM, et al., 2017. Agar does not affect in vitro

rhizogenesis and ex vitro acclimatization of *Handroanthus chrysotrichus*[J]. Cerne, 23(2)：185-191.

GAROFALO J, REGALADO R, 2006. Long-term survial of golden trumpet tree and copperpod on rockland soil in South Florida[J]. Hortscience, 41(3)：502-502.

GENTY B, BRIANTAIS J, BAKER NR, 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence[J]. Bba-Gen Subjects, 990(1)：87-92.

HAO JJ, KANG ZL, YU Y, 2007. Experimental techniques of plant physiology[M]. Chem Ind Press. [郝建军，康宗利，于洋，2007. 植物生理学实验技术[M]. 化学工业出版社.]

HE J, LIU HX, WANG YR, et al., 1986. Low temperature and photosynthesis of plants[J]. J Plant Physiol, (2)：3-8. [何洁，刘鸿先，王以柔，等，1986. 低温和植物的光合作用[J]. 植物生理学报，(2)：3-8.]

HE YJ, XUE L, REN XR, et al., 2008. Effects of low temperature stress on physiological characteristics of six seedlings[J]. Chin J Ecol, 27(4)：524-531. [何跃君，薛立，任向荣，等，2008. 低温胁迫对六种苗木生理特性的影响[J]. 生态学杂志，27(4)：524-531.]

HODGSON RAJ, ORR GR, RASION JK, 1987. Inhibition of photosynthesis by chilling in the light[J]. Plant Sci, 49(2):75-79.

KANAZAWA S, SANO S, KOSHIBA T, et al., 2010. Changes in antioxidative enzymes in cucumber cotyledons during natural senescence: comparison with those during dark-induced senescence[J]. Physiol Plant, 109(2), 211-216.

LEI XF, MA AS, LI HC, et al., 2010. Comparison of physiological response and cold resistance of 8 species of Gramineae forage under low temperature stress[J]. Js Agric Sci, 9(51)：1-5.[雷雪峰，马爱生，李海翠，等，2019. 8 种禾本科牧草低温胁迫的生理响应及抗寒性比较[J]. 江苏农业科学，9(51)：1-5.]

LI M, LÜ TH, XIN QJ, et al., 2018. Research Progress on Evaluation and Regulation of low temperature tolerance of Melon vegetables[J]. Acta Hort Sin, 45(9)：1761-1777. [李猛，吕亭辉，邢巧娟，等，2018. 瓜类蔬菜耐低温性评价与调控研究进展[J]. 园艺学报，45(9)：1761-1777.]

LI Q, WANG YY, WANG YX, 2016. Effects of temperature stress onchlorophyll content, soluble sugar and MDA in *Trifolium repens* L.[J]. Chin Agric Sci Bull, 32(19)：83-86. [李倩，王月异，王玉祥，2016. 低温处理对白三叶叶绿素、可溶性糖和丙二醛等的影响[J]. 中国农学通报，32(19)：83-86.]

LI WM, XIN JP, WEI CY, et al., 2017. Research progress in cold resistance of plants[J]. J Agric Sci, 45(12)：6-11. [李文明，辛建攀，魏驰宇，等，2017. 植物抗寒性研究进展[J]. 江苏农业科学，45(12)：6-11.]

LI XJ, CUI HJ, 2018. Research progress on the physiological response of plants to environmental stress[J]. J Shandong For Sci Technol, 48(6)：90-94. [李晓靖，崔海军，2018. 低温胁迫下植物光合生理研究进展[J].山东林业科技，48(6)：90-94.]

MIAO W, WANG GJ, MA DR, et al., 2011. Physiological responses of weedy rice to cold stress at seedling stage in Liaoning province, China[J]. Chin J Rice Sci, (6)：639-644. [苗微，王国骄，马殿荣，等，2011. 辽宁省杂草稻幼苗对低温胁迫的生理响应[J]. 中国水稻科学，(6)：639-644.]

MOURA BB, ALMEIDA PH, BALLIANA AG, et al., 2016. Effects of changes in micro-weather conditions on structural features, total protein and carbohydrate content in leaves of the

Atlantic rain forest tree golden trumpet (*Tabebuia chrysotricha*)[J]. Braz J Biol, 77(3): 535-541.

RAJENDARKUMAR CSV, REDDY BVB, REDDY AR, 1994. Proline - rrotein interactions: protection of structural and functional integrity of M4 lactate dehydrogenase[J]. Biochem Biophys Res Comm, 201(2):0-963.

REBELATTO D, LEAL TDS, MORAES CPD, 2013. Fenologia de duas espécies de ipê em área urbana do município de araras, são paulo, brasil[J]. Revsbau, 8(1): 1-16.

RUELLAND E, VAULTIER MN, ZACHOWSKI A, et al., 2009. Cold signalling and cold acclimation in plants[J]. Adv Bot Res, 49: 35-150.

SAMPAIO DS, COSTA ME, MENDES RC, 2013. Temperature effect in the number of seedlings per seed in cultivated specimens of *Handroanthus chrysotrichus* (Bignoniaceae)[J]. Iheringia Serie Bot, 68(2): 279-283.

SCHUBERT H, ANDERSSON M, SNOEIJS P, 2006. Relationship between photosynthesis and non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in two red algae with different carotenoid compositions[J]. Mar Biol, 149(5): 1003-1013.

SHARP RE, 2004. The regional institute-root growth maintenance during water deficits: Physiology to functional genomics[J]. Cirql Pty Ltd, 55(407): 2343-2351.

SHI SD, SUN YQ, WEI L, 2011. Experimental guidance of plant physiology[M].Beijing: China Foretry Publish. [史树德，孙亚卿，魏磊，2011. 植物生理学实验指导[M]. 北京：中国林业出版社.]

WANG Gl, GUO ZF, 2005. Light respiration response to low temperature in different cold-tolerant rice varieties[J]. Acta Agron Sin, 31(5): 141-144. [王国莉，郭振飞，2005. 水稻不同耐冷品种光呼吸对低温的反应[J]. 作物学报，31(5): 141-144.]

WANG WH, 2017. Physiological studies on drought and cold resistance of S*ophora* of *Sophora japonica*, *Sophora japonica* Linn. var. *japonica* f. *pendula* Hort., *Sophora japonica* L. cv. Golden Stem and *Sophora safflower*[D]. Hohhot: Inn Mongolia Agricultural Universety. [王纬航. 2017. 槐属观赏乔木国槐、龙爪槐、金枝国槐和红花国槐抗旱性抗寒性生理研究[D]. 呼和浩特：内蒙古农业大学.]

YANG M, WEI L, ZHUANG WF, et al., 2012. Effects of low-temperature stress on electric conductivity and fluorescence parameters of maize seedling[J]. J Maize Sci, 20(1):90-94. [杨猛，魏玲，庄文锋，等，2012. 低温胁迫对玉米幼苗电导率和叶绿素荧光参数的影响[J]. 玉米科学，20(1): 90-94.]

YANG Y, WANG HL, GAO P, 2018. Effects of low-temperature stress on leaf morphology and physiological characteristics of columbine[J]. J Agric Sci, 46(23): 151-153. [杨阳，王红丽，高平，2018. 低温胁迫对耧斗菜叶片形态和生理特性的影响[J]. 江苏农业科学，46(23): 151-153.]

ZHANG JT, WANG H, WANG S, et al., 2017. Effect of external application of abscisic acid on physiological and biochemical indexes of *Camellia oleifera* under low temperature stress[J]. J Anhui Agric Univ, 44(1): 142-145.[章锦涛，王华，王松，等，2017. 外施脱落酸对低温胁迫下山茶花生理生化指标的影响[J]. 安徽农业大学学报，44(1): 142-145.]

ZHANG LM, SHANGGUANG ZP, MAO MC, et al., 2003. Effect of long-term nitrogen application on chlorophyll fluorescence parameters of dryland wheat during grain filling stage[J]. Chin J Appl Ecol, 14(5): 695-698. [张雷明，上官周平，毛明策，等，2003. 长期施氮对旱地小麦灌浆期叶绿素荧光参数的影响[J]. 应用生态学报，14(5): 695-698.]

ZHANG MD, FENG Y, SHI ZZ, et al., 2019. Regulation of chlorophyll content and fluorescence characteristics of *Angelica sinensis* seedlings by extracellular ATP under drought and low temperature stress[J]. J Trad Chin Med, 44(7)：1305-1313.[张牡丹，冯媛，石珍珍，等，2019. 干旱和低温胁迫下细胞外 ATP 对当归幼苗叶绿素含量及其荧光特性的调节[J]. 中国中药杂志，44(7)：1305-1313.]

ZHANG WJ, WANG XD, 2011. Effects of low temperature stress on physiological characteristics of five different plum blossom varieties[J]. J Agric Sci, 39(3)：203-205.[张文娇，王小德，2011. 低温胁迫对 5 个不同梅花品种生理特性的影响[J]. 江苏农业科学，39(3)：203-205.]

ZHAO H, ZHAO YB, GUO JB, et al., 2017. Research Progress on tolerance of plants to low temperature stress[J]. Seed, 36(05)：47-50. [赵慧，赵一博，郭江波，等，2017. 植物耐受低温胁迫研究进展[J]. 种子，36(05)：47-50.]

ZHUANG QQ, CHEN SP, LIU HZ, 2018. Effects of low temperature stress on three physiological indexes of root system from *Hosta ventricosa*[J]. J NE For Univ, 46(3)：33-36. [庄倩倩，陈少鹏，刘洪章，2018. 低温胁迫对紫萼玉簪根系 3 种生理指标的影响[J]. 东北林业大学学报，46(3)：33-36.]